Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der extranuptialen Nectarien von *Dioscorea*

von

Carl Erich Correns in München.

(Mit 1 Tafel.)

Einleitende Bemerkungen.

Die extranuptialen Nectarien des Dioscoreen sind, so viel ich ermitteln konnte, erst in neuester Zeit, und zwar von Delpino,[1] überhaupt als Nectarien erkannt und beschrieben worden.

Kunth[2] scheint sie bereits beobachtet zu haben (wenn sich das Citat Delpino's (l. c. S. 47) wirklich auf ähnliche Drüsen bezieht: Folia subtus supra basim glandulis punctuliformibus peltato-adnatis obsita.). Er hat sich aber wie aus den Worten „*peltato-adnatis*" hervorgeht, eine durchaus falsche Vorstellung über ihren Bau gemacht, etwa wie von einer Rhododendrondrüsenschuppe, ein Irrthum, der bei einem Autor von der Genauigkeit Kunth's immerhin überraschend ist.

Eine weitere Notiz habe ich in einer Arbeit Bokorny's[3] gefunden, in der bei Besprechung der Dioscoreen der Autor Folgendes vorbringt: „Ausser den durchsichtigen Strichelchen (Rhaphidenschläuchen) kommen bei manchen Dioscoreen braune Punkte vor, die von grossen Zellen des schwammförmigen Gewebes mit braunem (gerbstoffähnlichen?) Inhalte herrühren,

---

[1] Piante myrmecofile Estratto della Serie IV, Tomo VIII. delle Memorie della Reale Academia delle Scienze dell' instituto di Bologna, e letto nella sessione delli 18. IV. 86. pag. 46 et seqn. 1888.

[2] Enumeratio plantar. omn. etc. Tom V. (nach Delpino citirt).

[3] „Eine vergleichende anatomische Untersuchung über die Natur der manchen Pflanzengruppen eigenen durchsichtigen Punkte und Erörterung ihres systematischen Werthes", in Flora 1882.

mitunter stehen diese sehr dicht und sind zu einer Art Netzwerk aneinander gereiht. (*Testudinaria montana.*)

Da sie aber niemals durchsichtiger als das übrige Blattgewebe erschienen, wurde auf sie nicht weiter Rücksicht genommen."

Gefunden hat der Autor die fraglichen Punkte bei folgenden Species: *Dioscorea adenocarpa, bulbifera, campestris, cayennensis, japonica, spinosa, villosa* (folia.... nec non fuscis punctis) *thamnoidea* (punctis fuscis reticulatim dispositis). *Testudinaria Elephantipes* und *montana* (folia fusco reticulata). Ich konnte mich durch Nachuntersuchen von Exemplaren einiger der citirten Species im Herbarium regium monacense, die auch Bokorny als Material gedient hatten, von der wahrscheinlichen Identität seiner braunen Punkte mit den Nectarien überzeugen, d. h. ich konnte bei den von mir nachgesehenen, von Bokorny aufgeführten Species die Nectarien als mehr weniger grosse, braune Punkte erkennen. Übrigens scheint nicht einmal das Verzeichniss auf Vollständigkeit Anspruch machen zu dürfen. So kann ich noch *D. brasiliensis* und *glandulosa* hinzufügen, die mir beim Durchblättern des ersten, *Dioscorea* enthaltenden Fascikels aus dem genannten Herbar aufgestossen waren. Es folgen noch einige Bemerkungen zu verschiedenen der citirten Arten: *Dioscorea adenocarpa:* Punkte spärlich, aber gross. *Dioscorea brasilienis:* sehr spärlich, aber gross. *D. bulbifera:* wenig zahlreich, kleiner. *D. campestris:* zahlreich, klein. *D. cayennensis:* vorhanden, klein. *D. glandulosa:* zahlreich. *D. japonica, spinosa, villosa, thamnoidea:* nicht untersucht; die beiden Testudinarien ebenfalls nicht. Die *D. villosa*, sowie *Testud. Elephantipes* im Grazer botanischen Garten zeigten mir keine Nectarien, doch kann ich nicht dafür eintreten, dass erstere auch richtig bestimmt war.

Delpino[1] beschreibt die Drüsen von *Dioscorea sativa* (von ihm mit einem ? bezeichnet) und *bulbifera* ebenfalls nur für die Blätter, ihr Vorkommen am Blattstiel und am Stengel ist ihm entgangen. Auf ihren Bau geht er nicht genauer ein, sondern bemerkt nur allgemein, dass sie die am weitesten entwickelten Nectarien aller von ihm bis jetzt in Betracht gezogenen Mono-

[1] ....sono i più elaborati fra tutti quelli fin qui (fin chè?) rilevati sovra piante monocotiledoni. l. c. p. 46.

cotylen sind. Wenn ich seine Worte richtig verstehe, so ist seine Beschreibung ebenfalls nicht richtig, und seine Vorstellung über den Bau des Nectariums lehnt sich an die falsche, von Kunth gegebene an: „Per ogni nettario si osserva un leggero infossamento del tessuto superficiale, di circonscrizione subcircolare o subellittica, alquanto irregulare, il quale è occupato da una glandola nettarifera d'egual figura, poco emergente, appena concava *con margine sottile.*" Das „con margine sottile" deutet doch deutlich darauf hin, dass er sich eine flache, kaum vertiefte Schuppe mit freien Rändern vorgestellt hat.

Kunth und Delpino haben es also versäumt, durch Querschnitte die durch Flächenansichten gewonnenen Bilder zu vervollständigen oder zu corrigiren; Bokorny, der Flächenansicht und Querschnitt vor sich gehabt zu haben scheint, hat bei der Flüchtigkeit seiner Untersuchung selbst die Mehrzelligkeit des Nectariums, das er richtig als eingesenkt beschrieben hat, verkannt.

Was die Function der Drüsen anbetrifft, so habe ich mich im Folgenden der Deutung als extranuptiale Nectarien, wie sie Delpino gibt, angeschlossen, ohne selbst etwas Entscheidendes für oder gegen diese Auffassung vorbringen zu können. Eine Behandlung dieser Frage lag ausserhalb des Rahmens, den ich mir für diese Untersuchung gebildet hatte, die sich auf Anatomie und Entwicklungsgeschichte beschränken sollte. In wie weit gewisse Eigenthümlichkeiten des anatomischen Baues sich als dieser suggestiven Function angepasst auffassen lassen, hat das Folgende zu zeigen. Im Grazer botanischen Garten fand ich nie Ameisen an den Stöcken, obwohl sie sonst dem Garten durchaus nicht fehlen. Auch an den im Münchener Garten cultivirten Exemplaren liess sich (September 1888) kein Ameisenbesuch constatiren. Doch beweist dies natürlich gegen Delpino's Ansicht durchaus nichts.

Ich fand die Nectarien im verflossenen Sommer gelegentlich einer anderweitigen Untersuchung, zuerst im Blattstiel, dann im Stengel, schliesslich auch in der Blattspreite von *Dioscorea sativa* und verfolgte die Sache auf Anregung von Herrn Prof. Haberlandt hin, im botanischen Institut der technischen Hochschule in Graz. Es ist mir eine angenehme Verpflichtung, hier diesem meinem verehrten Lehrer den besten Dank abzustatten für die

weder Zeit noch Mühe schonende Theilnahme, die er meiner Erstlingsarbeit geschenkt hat.

Eigene Untersuchungen.

A. Morphologischer und anatomischer Theil.

Genauer untersucht wurden zwei im botanischen Garten in Graz cultivirte und als „*Dioscorea sativa*“ und „*D. Batatas*“ etiquettirte Arten, doch stammte das meiste Material von letzterer Species. Beide stimmten in den uns hier interessirenden Punkten vollkommen überein (für die Richtigkeit der Bestimmung kann ich nicht einstehen) und auf diese zwei Species beziehen sich, falls nicht ausdrücklich etwas Anderes angegeben wird, die gesammten Angaben der nachfolgenden Arbeit.

Ausserdem fand ich noch die extranuptialen Nectarien bei folgenden drei, im Münchner Garten cultivirten Dioscoreen: *Dioscorea bulbifera, Decaisneana* und *sagittata.* Auf die geringen morphologischen und anatomischen Abweichungen, die diese Species bieten, werde ich noch zurückkommen.

Die Nectarien kommen der Blattunterseite, dem Blattstiel und dem Stengel eingesenkt vor.[1] Da, je nach dem Orte ihres Vorkommens, Gestalt und Grösse beträchtlich verschieden sind, so sollen diese Verhältnisse auch getrennt beschrieben werden.

In Alkohol wird der Inhalt der Nectarien braun und sie sind dann auf dem entfärbten Blatte sehr leicht zu finden.

Die Unterseite des Blattes trägt die Drüsen ohne erkennbare Regel in der Anordnung. Wie schon Delpino[2] hervorhebt, fehlen sie der Blattspitze und den Blatträndern. Bevorzugt erschienen meist die von den grossen Blattnerven gebildeten Winkel. Hier scheinen sie auch gerne diesen selbst genähert vorzukommen, etwa an der Grenze, an der das Parenchym des

---

[1] Merkwürdigerweise scheint an den blühenden Sprossen und den Infloreseenzen in ihren Achseln tragenden Blättern die Zahl der Nectarien überhaupt abzunehmen. Ob und in welcher Weise sich dies mit den Ameisenbesuch der Pflanze in Verbindung setzen lässt, ist einstweilen unmöglich zu entscheiden; — für jetzt ist ja die ganze Myrmekophilie der Pflanze nur hypothetischer Natur.

[2] Sono distributi sulla lamina senza regola apparente, salvochè sono esclusi dall'apice e della vicinanza dei due margini laterali.

Blattnerves in das Schwammparenchym der Lamina übergeht, bis circa zur halben Länge des Nerves entlang, eingesenkt. Ihre Zahl fand ich bei der von mir untersuchten *Dioscorea sativa* zwischen 6 und 15 schwankend, während Delpino[1] für seine *Dioscorea sativa?* 8 bis 29 angibt. Für *Dioscorea Batatas* ermittelte ich an sechs Blättern aus dem botanischen Garten in Zürich folgende Zahlen: 10, 6, 9, 3, 4, 7 als Mittelwerth, also nur 6 bis 7.

Mit blossem Auge gesehen, repräsentiren sich die Nectarien auf der Unterseite des Blattes als kleine Grübchen, oft glänzend durch das ausgeschiedene Secret, auf der Oberseite als kleine, dunkle Höcker, entsprechend den Vertiefungen der Unterseite. Hält man das Blatt gegen das Licht, die Unterseite dem Auge zugewendet, so erscheint die Drüse als durchsichtiger Punkt, dreht man das Blatt herum, so dass nun die Oberseite dem Auge zugekehrt ist, so erscheint an ihrer Stelle ein dunkler Fleck, oft in der Mitte mit einem hellen Punkt. In frischem Zustand gehören also die Nectarien der Dioscoreen zu den „durchscheinenden Punkten".

Den Grund des besprochenen Grübchens nimmt das secernirende Gewebe des Nectariums ein, das von der steil abfallenden Epidermis scharf in elliptischer, sich mehr weniger dem Kreise nähernder Form begrenzt wird. Obwohl der ganze vielzellige Drüsenkörper sich genetisch auf eine einzige Dermatogenzelle zurückführen lässt, also der Epidermis in topographisch-anatomischem, sowie genetischem Sinne angehört, so fehlt ihm doch eine Epidermis in physiologisch-anatomischem Sinne vollständig. Die angrenzenden drei bis vier concentrisch angeordneten Zellenzüge bestehen aus tangential abgeplatteten Zellen, die dann allmälig durch radial gestreckte Formen, die mehrmals länger als breit sein können, und in radialen Reihen angeordnet sind, in die gewöhnlichen, isodiametrischen, buchtigen Epidermiszellen übergehen. Bei ungefähr kreisförmiger Drüsenfläche ist die Ausbildung der radial gestreckten Zellen rundum auch ungefähr gleichmässig; je mehr sie sich einer ausgesprochenen Ellipse nähert, desto mehr zeigt sich die Richtung, in der die längere

[1] Su sei foglie ho riscontrato le cifre seguente: 14, 8, 29, 26, 7, 13 da cui si desume una media di 16 nettarii per foglia.

Achse liegt, durch die radial gestreckten Epidermiszellen ausgezeichnet, während in der Richtung der kürzeren Achse die tangential abgeplatteten Zellen fast direct in die gewöhnlichen, isodiametrischen Epidermiszellen übergehen. Einen Mittelfall repräsentirt Figur 1. Die Cuticula zeigt gewöhnlich schöne, radiale Fältelung rund um die Öffnung herum, ohne Rücksicht auf die darunter liegenden Epidermiszellen, eine Erscheinung, die sich auch um die Fusszellen der Drüsenzotten und die Spaltöffnungen herum ebenso schön geltend macht.

Der Drüsenkörper selbst erstreckt sich tief in das Schwammparenchym der Blattunterseite hinein, ein dreiachsiges Ellipsoid bildend, dessen kürzeste Achse senkrecht zur Blattfläche gerichtet ist und dessen beide andere Achsen, auf einander senkrecht, beliebig orientirt sind. Sehr selten sind diese beiden Achsen gleich, gewöhnlich ist ihr Verhältniss 3 : 4, zuweilen selbst 1 : 2. Sechs Nectarien ein und desselben Blattes zeigten folgende Verhältnisszahlen: 1 : 1, 7 : 9, 7 : 9, 6 : 8, 6 : 8, 5 : 7; vier Nectarien eines anderen Blattes: 4 : 5, 4 : 3, 4 : 3, 7 : 13. Die absolute Grösse schwankt zwischen 0·16 : 0·24 und 0·26 : 0·33 *mm*. Die Drüsenfläche — ich bezeichne hiemit die durch Einsenken des Drüsenkörpers auf das Niveau der subepidermalen Schicht zu Stande gekommene, epidermislose Secretionsfläche — liegt über der Mitte des Drüsenkörpers und ist an Gestalt einem Flächenschnitt des letzteren ähnlich, jedoch nur circa ein Drittel so gross.

Im Blattstiel sind die Drüsen über dessen ganze Fläche, die Rinne der Oberseite ausgenommen, verbreitet und dem Rindenparenchym eingesenkt, an Zahl fast häufiger als auf der Blattunterseite, jedoch mit blossem Auge im frischen Zustande sehr schwer zu erkennen. Hier ist der Drüsenkörper und die seinem Flächenschnitt an Gestalt ungefähr entsprechende Drüsenfläche länglich bis spindelförmig, die lange Achse parallel der Längsrichtung des Blattstieles. Das Verhältniss der unter sich fast gleichen, kurzen Achsen zur langen Achse schwankt etwa zwischen 1 : 13 bis 1 : 18, die absoluten Längen gehen bis 2·4 *mm*. Von den beiden kurzen Achsen ist gewöhnlich die tangential (zur Achse des Blattstieles) gerichtete etwas kürzer als die radial gestellte; meist stehen sie etwa im Verhältniss

von 4 zu 5. Die Querschnittsform des stengelständigen Nectariums ist daher meist eine mehr weniger dem Kreise sich nähernde Ellipse, deren längere Achse senkrecht zur Epidermis orientirt ist, während die ebenfalls elliptische Querschnittsform des Nectariums aus dem Blatte die kürzere Achse senkrecht zur Epidermis gerichtet zeigt.

Im Blattstielpolster wird die lange Achse wieder verkürzt. (Verhältniss 1 : 3 bis 1 : 10.)

Die dem Rindenparenchym des Stengels eingesenkten Drüsen ähneln wieder denen des Blattstiels. Hier habe ich die grösste von mir beobachtete Länge zu 3,0 *mm* gefunden.

Die Drüsenfläche lag in allen untersuchten Fällen nicht genau über der Mitte des Drüsenkörpers, sondern war bald nach oben (meist im Stengel) bald nach unten (meist im Blattstiel) etwas verschoben. Auch war dem entsprechend die eine Spitze des Nectarium meist etwas stumpfer als die andere.

Ein weiterer Unterschied zwischen den Nectarien im Blatt und denen im Stengel liegt noch darin, dass sich an erstere direct Gefässbündel in noch näher zu erörternder Weise anlegen, während dieser Anschluss den ausserhalb des mechanischen Hohlcylinders im Rindenparenchym eingebetteten Nectarien des Stengels und Blattstieles natürlich fehlt.

Bei Betrachtung eines Querschnittes durch das Blatt erhält man, falls ein Nectarium median getroffen wurde, folgendes Bild (Fig. 2): Im chlorophyllhaltigen Schwammparenchym liegt etwas eingesenkt, eine Drüse von etwa elliptischer Gestalt, mit breiter Drüsen-, respective Secretionsfläche, auf dem Niveau der subepidermalen Schicht an die Atmosphäre grenzend. Ihr Inneres wird von ziemlich plasmareichen, farblosen, mit grossen Kernen versehenen Zellen gebildet, die meist deutliche radiale Anordnung erkennen lassen; in der Mitte besitzt das Gewebe Intercellularräume, an der Peripherie dagegen keine. Dem entsprechend sind die Zellen in der Mitte mehr rund, nach aussen zu eckig und in Folge tangentialer Theilungen oft geradezu abgeplattet.

Der Inhalt der Zellen ist, wie erwähnt, mässig plasmareich; mit Millon'schem Reagens erhielt ich eine ziemlich deutliche Röthung, doch nicht so stark als das Aussehen der frischen Zellen es hatte vermuthen lassen. Die Zuckerreaction, nur bei

ausgewachsenen Organen, bevor ich Kenntniss von der Delpino'schen Arbeit hatte, versucht, wollte nicht gelingen. Durch Behandlung mit Eisenchlorid liess sich kein Gerbstoff nachweisen. Der Zellinhalt wird durch Einwirken von absolutem Alkohol braun. Da dieselbe Färbung auch durch blosses Trocknen des Blattes entsteht (so sind die Bokorny'schen „braunen Punkte" zu Stande gekommen), so scheint der Process in einer durch Wasserentziehung bedingten Ausfällung eines mir unbekannten Stoffes zu bestehen. Sie beschränkt sich nicht bloss auf das Gewebe des eigentlichen Nectariums, sondern erstreckt sich auch auf die umgebenden Epidermiszellen und die bald zu besprechende Parenchymscheide und verliert sich dann allmälig im umgebenden Parenchym.

Bei Einwirkung von Eau de Javelle blieben in den Zellen des Gewebekörpers, zum Theil massenhaft, sehr kleine, oft molekulare Bewegung zeigende Körnchen zurück, die ich zuerst für Stärke zu nehmen geneigt war. Doch liessen sich mit sehr starker Immersion krystallähnliche Formen erkennen, und die vorgenommenen Reactionen zeigten, dass sie aus oxalsaurem Kalk bestanden. Stärke konnte ich nicht nachweisen.

Lässt man auf den Querschnitt des vollentwickelten Nectarium Chlorzinkjodlösung einwirken, so zeigt es sich, dass eine theilweise Verkorkung der Zellwände stattgefunden hat. Die Radialwände der äussersten 1—2 Zellschichten bräunen sich sehr stark und gleichmässig, die Tangentialwände der äussersten Schicht gleichfalls, doch in anderer Weise, meist in der Mitte am wenigsten, oft hier wieder mit knotenförmigen, tief gefärbten Anschwellungen, aber schliesslich zeigt sich auch jede Tangentialwand der äussersten Schicht als durchgehends verkorkt. Die Flächenansicht zeigt dann, oft scharf begrenzt, einen von den Radialwänden ausgehenden, dunkleren Ring, der ein helleres Feld umschliesst. Aber auch dieses ist, ich wiederhole es, da die Constatirung dieser Thatsache, die in der Biologie der Pflanze eine Rolle zu spielen scheint, von Wichtigkeit ist, verkorkt.[1] (Fig. 5.) Bei Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure bleibt die Scheide vollständig erhalten. Die

---

[1] Bei Behandlung frischer Schnitte mit absolutem Alkohol konnte ich stets eine mehr weniger intensive Grünfärbung der Cuticula und der verkorkten Membranen constatiren. Sie wurde hervorgerufen durch das Chlo-

Zellwände des Nectariumgewebes werden durch Chlorzinkjodlösung nicht gebläut, wie das umgebende Parenchym, bestehen also jedenfalls nicht aus reiner Cellulose.

Über die Drüsenfläche setzt sich ferner die Cuticula der Epidermis, zwar an Dicke geringer, aber deutlich genug, ohne Risse fort. Wir haben hier also einen weiteren Fall von Secretion durch die Cuticula hindurch, und zwar bei einem Nectarium, eine Thatsache wie sie B. auch von Stadler[1] für die Nectarien von *Lilium auratum* und *umbellatum, Passiflora caerulea* und *caerulea-alata*, von *Pinguicula* und *Impatiens* constatirt wurde.

Das Auftreten einer verkorkten Schutzscheide um ein Nectarium herum ist dagegen etwas ganz eigenthümliches. Zacharias[2] hat zwar nachgewiesen, dass die Membranen einzelliger Secretbehälter, sowie die der Schleim- und Rhaphidenschläuche bei Aloë, Mesembryanthemum etc. verkorken, das Auftreten ganzer Schutzscheiden hat er dagegen nicht beobachtet. Das Auftreten der Verkorkung in den bisher beobachteten Fällen bietet für das Verständniss keine Schwierigkeit, der Excretstoff soll eben vom übrigen Gewebe möglichst gut abgeschlossen werden. Wenn dagegen um ein Nectarium, also ein secernirendes Organ, nicht um einen Excretbehälter, herum eine verkorkte Schutzscheide auftritt, so muss das offenbar befremden. Denn mag die cuticularisirte Membran für Wasser und in demselben gelöste Kohlehydrate auch passirbar sein, in einzelnen Fällen vielleicht passirbarer, als man gegenwärtig annimmt, leichter oder gleich passirbar wie eine unverkorkte Membran kann sie keineswegs

rophyll, welches, durch den absoluten Alkohol den Chlorophyllkörnern entzogen, vom Cutin und dem damit wohl identischen oder doch nur wenig verschiedenen Suberin auch diesem wieder entzogen und begierig gespeichert wurde. Versuche, die ich mit zu diesem Zwecke aus *Urtica*-Blättern eigens hergestellter Chlorophyllösung und stark cuticularisirten Membranen (von *Aloe, Sophora*, *Acer striatum*) anstellte, zeigten die Möglichkeit auf diese einfache Weise Tinctionen zu erhalten, die auch die quantitativ verschiedene Vertheilung der wachsartigen (?) Stoffe in derselben Membran erkennen liessen. Doch hat die Färbung natürlich keine lange Dauer.

[1] Dr. S. Stadler, Beiträge zur Kenntniss der Nectarien und Biologie der Blüthen S. 73.

[2] Zacharias, Über Secretbehälter mit verkorkter Membrau. Bot. Zeitung 1879, S. 616.

sein, sonst hätten Cuticula, Cuticularschichten, Kork etc., überhaupt nicht jene Bedeutung, welche sie erwiesenermassen besitzen.

Es lag nun nahe, nach Durchlasszellen zu suchen, die sich mindestens durch Mangel der Verkorkung auf den Tangentialwänden hätten auszeichnen müssen, jedoch bemühte ich mich vergebens. Weder auf Quer- noch auf passend geführten Flächenschnitten konnte ich etwas Derartiges finden.

Dadurch wurde nun nahe gelegt, an ein Erlöschen der Function des Organes als Nectarium mit Beginn der Verkorkung zu denken, die mit der Durchführung der letzteren, das heisst dem Übertreten des Verkorkungsprocesses von den Radial- auch auf die Tangentialwände abgeschlossen wird.

Delpino[1] hat in der That ein Abnehmen der Secretion mit zunehmendem Alter des Blattes beobachtet, er sagt nämlich, seine *Dioscorea sativa* betreffend: „Die Secretion ist hinlänglich reichlich, aber sehr bald wieder verschwindend, sie erreicht ihr Maximum, wenn das Blatt sehr jung ist und ist bei dem erwachsenen Blatte beinahe erloschen."

Ob das mit der Myrmecophilie der Pflanze in Einklang gebracht werden kann und auf welche Weise, weiss ich nicht. Vielleicht sollen die Ameisen hauptsächlich auf die jungen Theile gelenkt werden und haben die älteren den ihnen hieraus erwachsenden Schutz nicht mehr nöthig. oder die Pflanze trachtet aus ökonomischen Gründen, da bei dem grossen Blattreichthum die gleichzeitige Nectarabsonderung auf allen Blättern zuviel an Secretionsmaterial erforderte, bloss die jüngeren, empfindlicheren Blätter zu schützen. Jedenfalls zeigt sich das deutliche Bestreben, auf einem späteren Stadium die Secretion zum Stillstand zu bringen und die Pflanze erreicht diese ihre Absicht durch die Verkorkung, indem sie mittelst verkorkter Wände den ganzen Drüsenkörper aus dem ihn umgebenden Gewebe gewissermassen herausschneidet. Die zuerst auftretende, sich auf die radialen Wände beschränkende Verkorkung hindert natürlich zunächst den Eintritt von Wasser und dem Material zur Secretion durchaus nicht, welcher erst durch den Übertritt des

---

[1] Loc. com. pag. 46: La secrezione é assai abbondante ma fugacissima. Essa attinge il suo maximum, quando la foglia é giovanissima, e ben presto cessa nella foglia adulta.

Processes auch auf die Tangentialwände allmälig zum Erlöschen gebracht wird.

Doch ist nicht zu vergessen, dass auch die Secretionsfläche von einer Cuticula überzogen wird, die nur wenig dünner ist als diejenige, welche die umgebenden Epidermiszellen überzieht — sie existirt ja schon deutlich über der Nectariumsinitiale. So ist es immerhin möglich, dass die Verkorkung der peripherischen Zellschicht die Secretion nicht hemmen kann. In der That hat Delpino,[1] im Gegensatz zu seinen oben citirten Beobachtungen, bei *Dioscorea sativa*, an abgeschnittenen Blättern von *Dioscorea bulbifera*, deren Nectarien ebenfalls eine verkorkte Schutzscheide besitzen, eine gehörige Nectarabsonderung bemerkt. Ist das der gewöhnliche Fall, hört die Secretion, entgegen den Angaben Delpino's für *Dioscorea sativa*, nicht auf, so könnte man der Schutzscheide des Nectariums höchstens eine mechanische Bedeutung zuschreiben.

Nach von Höhnel soll stets bei den von ihm untersuchten verkorkten Schutzscheiden eine unverkorkte Mittellamelle vorhanden sein. Bei den die *Dioscorea*-Nectarien abgrenzenden Scheiden gelang es mir nicht, dieselbe wahrzunehmen.

An die äussere, verkorkte Zellschicht des Nectariumkörpers grenzt eine Scheide aus tangential abgeplatteten, dickwandigeren Zellen, welche nicht mehr dem Nectarium selbst, sondern entwicklungsgeschichtlich dem umgebenden Parenchym angehören und welche, wie später dargethan werden soll, aus einer oder einigen wenigen, subepidermalen, gerade unter der Nectariumanlage gelegenen Zellen hervorgegangen ist.

Bei den im Rindengewebe des Stengels und Blattstiels befindlichen Nectarien sind die Wände der Scheide viel derber, die Zellen des Drüsenkörpers dickwandiger, in Chlorzinkjodlösung nicht nur quellend, sondern auch sich schön blauviolett färbend. Im Übrigen stimmt ihr Bau mit demjenigen der in der Lamina des Blattes befindlichen überein.

Das Nectarium als Ganzes in physiologischem Sinne hat also zwei Scheiden, die verkorkte, genetisch ihm selbst ange-

[1] Delpino, loc. cit. pag. 47: Anzi lividi secernere in foglia adulta abbandonata tutto un giorno ed una notte sopra un tavol.......

hörige Schutzscheide und die eben besprochene Parenchymscheide, die genetisch nicht mehr zu ihm gehört und den Schutzhüllen, wie sie bei Excretbehältern, z. B. bei *Hypericum*, beobachtet sind, an die Seite zu stellen ist.

Die stengelständigen und die blattständigen Nectarien sind in Bezug auf das umgebende Gewebe so verschieden, dass von nun an wieder getrennte Darstellung am Platze ist.

Das Schwammparenchym, dem die Drüsen des Blattes eingesenkt sind, zeigt in ihrer Umgebung eigenthümliche Veränderungen. Während das normale Schwammparenchym des Dioscoreenblattes aus mehreren Lagen fast sternförmiger, in der Aufsicht isodiametrischer, in der Seitenansicht abgeflachter Zellen besteht, zeigen die an die Parenchymscheide angrenzenden Zellen ringsum eine Streckung radial auf das Centrum des Nectariums zu, nach innen dicht geschlossen, nach aussen bereits mit den Enden auseinander tretend. Auch die nächst angrenzenden Zellen sind noch radial gestreckt, aber schon kürzer, weiter lacunös und mit armförmigen Verbindungen. Die Drittäusseren endlich unterscheiden sich nur noch wenig von dem übrigen Schwammparenchym. Die nächste Umgebung der Drüse ist ferner verhältnissmässig reicher an Chlorophyll.

An die Parenchymscheide legen sich ferner stets Gefässbündelenden rundum an, oft mehrere; ich zählte bis über sechs bei grösseren Nectarien. Sie lösen sich hiebei, in der Flächenansicht, fächerförmig auf, das Leptom tritt mittelst farbloser, immer kürzer werdender Zellen, die wohl den Übergangszellen A. Fischer's[1] an die Seite zu Stellen sind, in Verbindung mit der Scheide.

Die Pallisadenzellschicht ist über dem Nectarium etwas stärker entwickelt; dieser Thatsache, sowie dem Umstande, dass das unter dem Nectarium gelegene Gewebe bei der Entstehung dieses letzteren nicht verdrängt, sondern nur etwas zusammengepresst wird, verdankt der auf der Blattoberseite wahrnehmbare Höcker seine Entstehung. Im Übrigen sind in der Pallisadenschicht Armpallisaden nicht selten, für Monocotylen eine immer-

[1] Studien über die Siebröhren der Dikotylenblätter. Sitzungsber. der k. sächs. Akad. d. Wissenschaften, 1885.

hin seltene Erscheinung. Haberlandt[1] hat sie, ausser bei einigen Gräsern, nur noch bei *Alstroemeria psittacina* in der ganzen Abtheilung gefunden.

Die Nectarien des Stengels und des Blattstieles sind in das Rindengewebe desselben, das aus Collenchym und mehr weniger dickwandigem Parenchym mit Nestern von Chlorophyllgewebe besteht, eingesenkt, und zwar ohne Wahl, da die Differenzirung in diese drei Gewebeformen erst nach der Anlage des Nectariums erfolgt. Sie sind, da sie ausserhalb des mechanischen Ringes liegen, ohne Anschluss an die Gefässbündel. Auch bei ihnen ist die Parenchymscheide, wenngleich etwas weniger schön differenzirt, vorhanden.

Fragen wir nun nach der Bedeutung dieser Erscheinungen, so bietet zunächst die Erklärung des Baues des Schwammparenchyms, welches das Nectarium im Blatte umgibt, keine Schwierigkeiten. Es soll das Secretionsmaterial in nächster Nähe des secernirenden Organes gebildet werden. Das Rationelle der Anordnung bleibt sich gleich, mag — ich lasse das hier unentschieden — das Secret schon von jener Beschaffenheit, in der es ausgeschieden wird, in den Drüsenkörper eingeführt werden oder mag es erst in letzterem eine mehr oder weniger tiefgreifende Veränderung erfahren. Darum der Chlorophyllreichthum. Die radiale Streckung der Zellen hat dann dieselbe Bedeutung, wie die Streckung der Pallisadenzellen eines gewöhnlichen Blattes: Erleichterung der Stoffwanderung.

Auf das Auftreten von assimilatorischem Gewebe zu speciellen Secernirungszwecken ist schon hin und wieder aufmerksam gemacht worden, so z. B. von Haberlandt[2] für die Drüsenhaare von *Silene viscosa*, *Rubus odoratus* etc. von Stadler[3] für verschiedene floreale Nectarien. Ich will hier nur noch einen weiteren Fall erwähnen, die Honigdrüsen auf den Blumenblättern von *Swertia perennis.* Dort befindet sich unter dem gefransten Schüpp-

[1] G. Haberlandt, Vergl. Anatomie des assimilatorischen Gewebesystemes. Pringsheim, Jahrb. f. wissensch. Bot. XIII. Bd. 1881.

[2] G. Haberlandt, Vergl. Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. Pringsheim's Jahrbücher XIII. Bd. S. 94 ff. (Separatabdr.)

[3] Dr. S. Stadler, Beiträge zur Kenntniss der Nectarien und Biologie der Blüthen S. 72.

chen die napfförmige Secretionsfläche, auf deren verhältnissmässig kleinzellige Epidermis, dem lockeren, interstitienreichen Parenchym des Blumenblattes eingesenkt, sogleich das chlorophyllreiche Gewebe folgt.

In dem plasmareichen Drüsenkörper haben wir sehr wahrscheinlich die Werkstätte für die Secretbereitung vor uns, indem eine Verarbeitung von zugeführtem Material in der Drüse selbst schon allein durch die mächtige Entwicklung des Drüsenkörpers im Verhältniss zur secernirenden Oberfläche nahegelegt wird. Lehrreich in dieser Beziehung dürfte gerade ein Vergleich mit den oben flüchtig skizzirten Nectarien von *Sweertia* sein. Ob die auffällige Grösse der Kerne, sowie das Auftreten der erwähnten Calciumoxalatkrystalle im Drüsengewebe irgendwie hiemit in Verbindung steht, wage ich nicht zu behaupten. Auch Stadler[1] ist der Gehalt an Calciumoxalat in manchen Nectarien aufgefallen, er schreibt ihm jedoch keine weitere Bedeutung zu. Die von ihm hiefür angeführten Gründe halte ich nicht für ausreichend, kann mich hier aber nicht darauf einlassen.

Grössere Schwierigkeiten als der Bau des umgebenden Parenchyms macht für die Erklärung der Anschluss der Gefässbündel. Ein Hinzutreten von Hadromelementen wäre nichts Befremdendes, das Nectarium würde eben auf diese Weise mit dem nöthigen Wasser versorgt werden. Was aber das gerade so ausgesprochene Anlegen des Leptoms an die Scheide betrifft, so fällt es schwieriger, eine einigermassen plausible Erklärung zu finden. Am naheliegendsten ist die Annahme, dass das grosse Eiweissbedürfniss des mächtigen, plasmareichen Drüsenkörpers während der Ausbildung (des Wachsthums) desselben, die directe Verbindung mit dem eiweissleitenden Leptom wünschenswerth erscheinen lässt.

Der Umstand jedoch, dass im Stengel und Blattstiel die Nectarien isolirt im Rindenparenchym liegen, weist darauf hin, dass weder für ihre Ausbildung noch für ihre Function der Anschluss von Leptom und Hadrom geradezu nothwendig ist. Wenn wir also in der Lamina trotzdem einen Anschluss der Leitbündel an das Nectarium beobachten, so folgt daraus mit

---

[1] Loc. cit. S. 72.

Bezug auf die Verhältnisse im Blattstiel und Stengel, dass es sich hierbei wahrscheinlich weder um Hadrom noch Leptom handelt, sondern dass der Anschluss bloss den Zweck hat, den Theil des Leitbündels, der Kohlehydrate leitet, das heisst die Parenchymscheide, mit dem Nectarium in directe Verbindung zu setzen. Im Rindengewebe, das selbst der Leitung von Kohlehydraten dienstbar ist, ist das eben nicht nöthig. Die Functionsbedingungen des Nectariums finden zunächst also bloss bezüglich der Zuckerzufuhr einen anatomischen Ausdruck. Natürlich ist damit nicht ausgeschlossen, dass das Anlegen des Leptoms in der Lamina nicht auch die oben angegebene Bedeutung besitzt.

Die Nectarien von *Dioscorea bulbifera* sind bereits von Delpino[1] gefunden worden. Hier sind sie meist bedeutend kleiner als bei *Dioscorea sativa*, doch kommen einzeln auch ebenso grosse vor. Ihre Zahl gibt Delpino auf drei bis acht an, ich fand an zwei im botanischen Garten zu München cultivirten, als *Dioscorea bulbifera* etiquettirten Stöcken für neun Blätter des einen die Zahl der Nectarien zu 4, 6, 3, 8, 5, 6, 5, 3, 4, im Mittel also 5, für neun Blätter des anderen, der mir auch sonst etwas verschieden erschien, 9, 11, 4, 4, 10, 10, 7, 11, 6, im Mittel also 8. Sie sind in den untersuchten Fällen nicht unter das Niveau der Epidermis gerückt, sondern entweder mit ihr auf gleicher Höhe mündend, oder sogar etwas convex über sie hervorragend. Von Rissen, die ich an Alkoholmaterial hin und wieder in der die Secretionsfläche überziehenden Cuticula fand, muss ich es unentschieden lassen, ob sie schon vorher vorhanden waren, oder erst durch die Präparation entstanden sind, bin aber nach meinen Erfahrungen bei *Dioscorea sativa* und *Batatas* sehr geneigt letzteres anzunehmen.

Die Zellmembranen des Drüsenkörpers zeigen hier auch im Blatte von der verkorkten Scheide an nach innen immer deutlicher werdend, mit Chlorzinkjodlösung die Reaction auf reine

---

[1] Delpino, l. c. p. 47. Ich lasse hier gleich im Zusammenhang ein Citat folgen: La funzione per altro scorgesi assai diminuta. Infatti questi nettarii non sono più piccoli di quelli della specie precedente *(Dioscorea sativa?)* ma sono eziandio in nimor numero. Ne ho constato da 3 ad 8 per foglia. Eppure, malgrado la lora piccolezza secernono nettare visibilmento.

Cellulose. Nach Delpino secerniren auch die Drüsen des erwachsenen Blattes.

Dioscorea sagittata Boiss. hat grosse, zuweilen sehr grosse und flache Nectarien auf der Blattunterseite, nur wenig oder gar nicht unter die Epidermis eingesenkt. An zwei Zweigen eines im botanischen Garten zu München cultivirten Stockes fand ich für fünf Blätter des einen folgende Nectarienzahlen: 9, 14, 12, 16, 20, im Mittel also 14, für acht Blätter des anderen Zweiges 9, 7, 6, 8, 7, 7, 8, 13, im Mittel also 8.

An der Schutzscheide der Nectarien in Blatt und Stengel konnte ich in Bezug auf das Auftreten der Verkorkung eine auffallende Correlation zwischen den äusseren und den inneren Tangentialwänden constatiren, die mir bei den andern untersuchten Species nicht so deutlich geworden war. Häufig sind nämlich die äusseren Wände vollständig unverkorkt, dafür aber die Innenwände verkorkt, oder umgekehrt. Die Radialwände zeigen stets gleichmässige Verkorkung. Es ist mir unmöglich, den Grund für diese Erscheinung anzugeben, ich konnte nur feststellen, dass bei den kleineren Zellen meist die Innenwand verkorkt wurde. Das innere Gewebe zeigt auch hier, im Stengel, sehr schön und deutlich mit Chlorzinkjodlösung die Cellulosereaction.

Die Drüsen von *Dioscorea Decaisneana* Coss. gehören theilweise zu den kleinsten, die ich beobachtete, sie sind nur wenig eingesenkt. An zwei Zweigen eines ebenfalls im Münchner Garten cultivirten Stockes fand ich an sieben Blättern eines Zweiges folgende Zahlen für die Nectarien: 6, 9, 10, 4, 2, 6, 10 im Mittel also etwa 7, an sechs Blättern eines anderen Zweiges 5, 5, 9, 4, 6, 4 im Mittel also zwischen 5 und 6 für das einzelne Blatt.

B. Entwicklungsgeschichtlicher Theil.[1]

Das Auffinden der ersten Anlage des Nectariums bereitet einige Schwierigkeiten, welche sich durch das frühzeitige Entstehen, die Ähnlichkeit der ersten Stadien mit denen der Drüsenzotten, sowie durch das zahlreiche Auftreten der letzteren, welche

[1] Im Nachfolgenden bezieht sich „radial“ und „tangential“ stets auf das Centrum des Drüsenkörpers „longitudinal“ und „traversal“, oder „längs“ und „quer“ stets auf die Längs- oder Querrichtung des Organes, dem das Nectarium eingesenkt ist.

an den jüngsten Theilen der Pflanze dicht gedrängt den Stengel theilweise fast vollständig bedecken, erklären lassen. Es gelang jedoch, den ganzen Gewebekörper des Nectarium auf die erste Zelle, eine Epidermiszelle, zurück zu verfolgen. Was die Untersuchungsmethode anbelangt, so hatte ich mich anfangs darauf beschränkt, durch die jungen Organe, die die gewünschten Stadien enthalten mussten, successive Querschnitte zu machen und diese eventuell noch aufzuhellen, eine Methode, die nur mühsame Resultate lieferte. Später verfuhr ich auf folgende Weise: Es wurden auf ziemlich dicken Flächenschnitten die jungen Anlagen gesucht, hierauf ein passendes Stückchen, das eine derselben enthielt, herausgeschnitten, eingebettet und nun Quer- und Längsschnitte hergestellt.

Fig. 5 stellt den jüngsten beobachteten Entwicklungszustand dar, im Querschnitt durch ein ganz junges Internodium. Er zeigt eine Epidermiszelle *i* als Nectariumsinitiale, grösser als die sie umgebenden Schwesterzellen, nach aussen vorgewölbt, nach innen bereits in die zwei darunterliegenden Parenchymzellen *s s*, die Initialen für die das Nectarium später umhüllende Parenchymscheide, hineingepresst. Eine dieser beiden Zellen weist bereits eine Radialwand auf. Ein weiteres Stadium zeigen die zwei zusammengehörigen Figuren 6 und 7. Hier sind die ersten Theilungen im zukünftigen Nectarium bereits — senkrecht auf die Aussenwand der Initiale — vollzogen. Man sieht ferner die radialen Theilungen der hier im Querschnitt wahrscheinlich aus einer einzigen Zelle hervorgegangenen Scheide. (Fig. 6 entspricht einer höheren, Fig. 7 einer tieferen Einstellung desselben Präparates.) Diese letztere hält nun — um ihre Entwicklungsgeschichte sogleich zu erledigen, mit nur radialen, nie tangentialen Theilungen mit dem Wachsthum des Nectariumgewebes bis zu dessen vollständiger Ausbildung gleichen Schritt.

Der Längsschnitt durch das Internodium zeigt ungefähr dasselbe Bild, nur macht sich hier bereits die longitudinale Streckung des vollendeten Nectariums durch eine etwas andere Durchschnittsform geltend.

In der Flächenansicht (Fig. 8) sieht man die Initiale bedeutend vergrössert zwischen den anderen Epidermiszellen liegen.

Für die Orientirung der ersten Wand in der Nectariumanlage gelang es mir nicht, eine durchgehende Gesetzmässigkeit nachzuweisen, nur soviel ist sicher, dass die ersten Theilungen nicht parallel, sondern senkrecht zur Aussenwand auftreten. Meist erfolgt die erste Theilung longitudinal (in Bezug auf die Stengelachse), ist aber die Drüse, schon von Anfang an von elliptischem Contour in der Flächenansicht, nicht in der Längsrichtung des Internodiums, sondern mehr weniger schief zu derselben orientirt, so scheint zuweilen zuerst eine Querwand aufzutreten. Die nächsten Theilungen stehen nun senkrecht auf diesen ersten, quer oder längs orientirt, und erst dann treten zur Aussenwand parallele Wände auf, welche das junge Nectarium in zwei Etagen theilen. In der unteren wiederholen sich Längs- und Quertheilungen häufiger als in der obern, worauf wieder Tangentialtheilungen folgen und so fort bis wir allmälig den im Allgemeinen ellipsoidischen Drüsenkörper erhalten. Dann wird, meist durch auftretende tangentiale Wände in den bis dahin mehr weniger radial gestreckten, peripherischen Zellen, die Entwicklung abgeschlossen.

Schon ziemlich frühzeitig war, durch entsprechendes Wachsthum der umgebenden Gewebe die zukünftige Drüsenfläche erst auf das Niveau der Epidermis und schliesslich auf das der subepidermalen Schicht herabgedrückt worden.

Besonders merkwürdige Verhältnisse zeigen günstige Längsschnitte durch noch in der Entwicklung begriffene Nectarien aus dem Stengel oder dem Blattstiel. Das Zellnetz, welches durch die zur Bildung des langen, spindelförmigen Gewebekörpers führenden Zelltheilungen hervorgerufen wird, bietet gewöhnlich das Bild eines Scheitelzellwachsthum zeigenden Vegetationskegels, natürlich an beiden Enden, ein Bild, welches auf den Figuren 22—26 gewiss auffällig genug ist, besonders bei Fig. 26. Leider ist gerade dieses Präparat bei einem Aufhellungsversuche, der unternommen wurde, um die an das bereits Gezeichnete (und nun Reproducirte) angrenzenden Partien deutlicher zu machen, zu Grunde gegangen. Man sieht deutlich die verschieden alten, nach ihrem Alter aufsteigend nummerirten Scheidewände 11, 22 33, 44. Bei dem, der Figur 24 zu Grunde liegenden Präparate war sogar in der Scheitelzelle eine Kappenbildung erfolgt, wohl zum

Abschluss des Scheitelzellwachsthumes, nicht des Wachsthumes und der Zelltheilungen überhaupt. In der Regel besitzt jedes Ende des spindelförmigen Drüsenkörpers zwei neben einander liegende Scheitelzellen. Manchmal scheint an einem Ende bloss eine Scheitelzelle vorhanden zu sein, wenn nämlich die erste Längswand, wie das häufig der Fall ist, nicht genau longitudinal, sondern mehr weniger schief entstanden ist. Was nun die Scheitelzelle selbst betrifft, bin ich geneigt, ihr einige Bedeutung beizulegen. Ihr Vorkommen in allen untersuchten Fällen weist darauf, dass in dem bezüglichen Zellnetze keine zufällige, durch äussere Verhältnisse gegebene Bildung zu sehen sei, sondern dass wir im Scheitelzellwachsthum der Nectarien im Rindenparenchym etwas Eigenthümliches, Gesetzmässiges vor uns haben. Freilich nicht in dem Masse gesetzmässig, wie etwa bei den Gefässkryptogamen; dagegen spricht schon die Inconstanz, die sich in der Aufeinanderfolge der Theilungswände kund gibt.

Der Drüsenkörper muss actives Wachsthum, zwischen die fremden Gewebselemente hinein, besitzen; überhaupt lässt sich die Ausbildung des ganzen Organes nicht ohne ausgiebiges gleitendes Wachsthum denken.

Im Blatte, wo gewöhnlich kein Punkt der Peripherie des Nectariums besonders begünstigt erscheint, bietet die Entwicklungsgeschichte desselben keine derartigen Bilder. Fig. 27 stellt ein Entwicklungsstadium aus einem Blatte dar. Man erkennt hier noch deutlich die Abstammung des ganzen jungen Drüsenkörpers von einer einzigen Epidermiszelle. Als älteste Theilwand beobachtet man eine Wand senkrecht zur Oberfläche, hierauf eine zweite links; ob rechts eine gleiche oder die tangentiale Theilung zuerst erfolgt ist, lässt sich nicht bestimmen.

In den Epidermiszellen, rund um das Nectarium, treten bereits ziemlich früh Theilungen ein, parallel zu ihren das Nectarium tangirenden Wänden.

Sobald die letzten abschliessenden Zelltheilungen im Drüsenkörper sich vollzogen haben, beginnt die Verkorkung seiner peripherischen Zellschicht. Sie tritt, wie schon erwähnt, zuerst in den Radialwänden auf, die schliesslich bedeutend dicker und sehr stark verkorkt sind, und verbreitet sich dann allmälig auf die Tangentialwände der peripherischen Schicht, in deren im

Allgemeinen stets dünn bleibenden, schwächer verkorkten Zellwänden zuweilen knotenförmige, stärker verdickte und verkorkte Partien auftreten. Die eigentliche, aus der subepidermalen Zellschicht entsprungene Scheide bleibt dabei vollständig unverkorkt, der Contour des Nectariums besteht daher aus den dünnen, verkorkten Membranen der peripherischen Zellen und den ungleich mächtigeren, nicht cuticularisirten Membranen der Parenchymscheidenzellen.

Damit ist die Entwicklung und hiebei nach dem Vorausgehenden auch wohl die Function der Drüse abgeschlossen.

Die Entwicklungsgeschichte der extranuptialen Nectarien von *Dioscorea* ist nach dem oben Dargelegten eine ganz eigenthümliche, ohne nähere Analoga. Die von de Bary[1] beschriebene Entstehung der eingesenkten Drüsen von *Psoralea hirta* ist wohl in ihren ersten, zu der Epidermis senkrechten Theilungen dem Entwicklungsgange unserer Organe bei *Dioscorea* ähnlich, wenn, wie de Bary angibt, die Anlage wirklich nur aus einer Zelle besteht, das heisst die Einstülpung unter das Niveau der Epidermis, der erste für das junge Organ eigenthümliche Vorgang wirklich den ersten Zelltheilungen vorangeht, was durch die von de Bary mitgetheilte Figur (l. c. S. 103, Fig. 42*b*) durchaus nicht sicher bewiesen erscheint; es könnte auch umgekehrt zuerst Theilung und dann Einstülpung eines ganzen Zellcomplexes erfolgen. Doch fehlen die später in so reichem Masse auftretenden, der Oberfläche parallelen Theilungen bei *Psoralea* ganz, überhaupt bleibt bei dieser das ganze Organ auf einer ungleich niedrigeren Entwicklungsstufe stehen.

Die von v. Höhnel[2] beschriebene Entwicklung subepidermaler Drüsen bei *Amorpha*, *Eugenia* und *Myrtus*, die man noch etwa zur Vergleichung herbeiziehen könnte, unterscheidet sich principiell durch die Orientirung der ersten Wände, die eine secundäre Epidermis abgrenzen, sowie durch die Bildung von secundärem Parenchym zwischen der Epidermis und der Drüse selbst.

---

[1] De Bary, Vergl. Anatom. S. 104.

[2] v. Höhnel, Anatom. Untersuchungen über einige Secretionsorgane der Pflanzen. Sitzungsber. d. kais. Akad. zu Wien, 1881.

Im Nachfolgenden stelle ich noch einmal einige Hauptpunkte aus der Zahl der sicher ermittelten Thatsachen in einem kurzen Resumé zusammen, ohne auch hier Rücksicht auf die von Delpino supponirte Function der Drüsen als extranuptiale Nectarien und die Anpassungen an sie, auf deren Spuren ich hin und wieder zu stossen glaubte, zu nehmen:

1. Die eingesenkten Drüsen der Dioscoreen kommen auf der Unterseite der Blätter und im Rindenparenchym des Stengels und des Blattstieles vor.

2. Sie bestehen aus einem, auf das Niveau der subepidermalen Zellschicht eingesenkten, vielzelligen, plasmareichen, grosskernigen Gewebekörper, im Blatte von ellipsoidischer, im Stengel und Blattstiel von spindelförmiger Gestalt.

3. Die Secretionsfläche, ohne Epidermis in physiologisch-anatomischem Sinne, ist der Form des Drüsenkörpers entsprechend, rundlich-elliptisch bis lanzettlich, von einer ununterbrochenen Cuticula überzogen.

4. Die peripherische Zellschicht des Körpers des vollentwickelten Nectariums ist verkorkt und repräsentirt so eine Schutzscheide. Die Verkorkung tritt zuerst in den Radialwänden auf.

5. An jedes Nectarium im Blatte legen sich mehrere Gefässbündel an, dieser Anschluss fehlt den Nectarien des Stengels.

6. Das Leptom der Gefässbündel steht durch Übergangszellen mit der Parenchymscheide des Nectariums in Verbindung.

7. Im Stengel und im Blatte sind die Nectarien von einer Parenchymscheide umgeben.

8. Das umgebende chlorophyllhaltige Schwammparenchym zeigt auf das Drüsencentrum gerichtete radiale Streckung.

9. Das Nectarium entsteht frühzeitig aus einer einzigen Epidermiszelle, die sich in das darunter liegende Gewebe einpresst, die ersten Theilungen sind senkreckt zur Aussenwand derselben orientirt. Die eine spindelförmige Gestalt annehmenden Nectarien des Blattstieles und Stengels zeigen an ihren Enden deutliches Scheitelzellwachsthum.

10. Die Parenchymscheide entsteht aus einer oder ganz wenigen, direct unter der Nectariuminitiale liegenden Zellen, welche bloss radiale Theilungen erfahren.

Was die Verbreitung der Drüsen unter den verschiedenen zahlreichen *Dioscorea*-Species betrifft, so kann ich einstweilen ihr Vorhandensein für folgende Species constatiren (richtige Etiquettirung vorausgesetzt), nach frischem, von mir selbst untersuchten Material:

Dioscorea Batatas,
„ *bulbifera*,
„ *Decaisneana* Coss. (Hort. Mon.),
„ *sagittata* Boiss. (Hort. Mon.),
„ *sativa*.

Bokorny, der von allen diesen nur *Dioscorea bulbifera* angibt, führt folgende weitere Species an:

† *Dioscorea adenocarpa*,
† „ *campestris*,
† „ *cayennensis*,
„ *japonica*,
„ *spinosa*,
? „ *villosa*,
?? „ *thamnoidea*.

Die mit † versehenen Species sah ich im Herbarium Regium Monacense und konnte, soviel sich an altem Herbarmaterial ausmachen lässt, die Existenz der Nectarien feststellen.

Wie oben schon erwähnt, konnte ich an frischem Material der *Dioscorea villosa* in Graz keine Nectarien finden; sie, sowie besonders *Dioscorea thamnoidea* sind mir zweifelhaft.

Testudinaria elephantipes ist sicher ohne Nectarien, die „*Reticulatio fusca*“, von der Bokorny spricht, muss also jedenfalls auf andere Ursachen zurückgeführt werden.

Dagegen kann ich aus eigener Anschauung der Bokorny'schen Liste noch hinzufügen:

† *Dioscorea glandulosa*,
† „ *brasiliensis*.

Mit ziemlicher Sicherheit sind also bis jetzt zwölf Species eruirt worden:

† *Dioscorea adenocarpa*,
† „ *Batatas*,
† „ *brasiliensis* (frisch),
† „ *bulbifera* (frisch),

† *Dioscorea campestris,*
† „ *cayennensis,*
„ *Decaisneana* (frisch),
† „ *glandulosa,*
„ *japonica,*
„ *sagittata* (frisch),
„ *sativa* (frisch),
„ *spinosa,*
? „ *villosa,*
?? „ *thamnoidea.*

Zum Schlusse kann ich nicht umhin den Wunsch auszusprechen, es möchte Jemand, der in geeigneteren Verhältnissen, unter den Tropen lebt, die Sache in die Hand nehmen, und durch Beobachtungen direct in der Natur die Bedeutung der Nectarien für die Biologie der Pflanze feststellen. Nur so wird es sich entscheiden lassen, ob die als Anpassungen an eine bestimmte Function aufgefassten Eigenthümlichkeiten des Baues wirklich so zu deuten sind, oder auf andere Weise.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Aufsicht auf die Nectariumöffnung und einen Theil der umgebenden Epidermis.

„ 2. Querschnitt durch ein im Blatte von *Dioscorea sativa* befindliches Nectarium. Die cuticularisirten, respective verkorkten Membranen sind schwarz gehalten worden; das umgebende Gewebe ist je nach seinem Chlorophyllgehalte mehr weniger dunkel gehalten, *s* die Parenchymscheide, *l*, *l'* das Leptom zweier sich anlegender Gefässbündel mit den in die Scheide übergehenden Zellen desselben, *p*, *p* Pallisadenzellen.

„ 3. Stück der Schutzscheide, Flächenansicht, bei Einwirkung von Chlorzinkjodlösung je nach der Intensität der erhaltenen Braunfärbung schraffirt.

„ 4. Querschnitt durch ein Nectarium im Stengel, die eigentliche Drüsenfläche ist von dem etwas excentrisch geführten Schnitt nicht mehr getroffen worden, darum ist das Drüsengewebe von einer starken Membran nach aussen abgegrenzt. Die verkorkten Wände schwarz, die Membrandicke zuweilen etwas übertrieben, sowie

das innere Gewebe zu dünnwandig dargestellt wurde, um den Contrast zwischen verkorkten und unverkorkten Partien besser hervortreten zu lassen. Soweit das Innere der Zellen schraffirt ist, so weit reicht bei Einwirkung von absolutem Alkohol die Bräunung des Zellinhaltes.

Fig. 5. Jüngstes Entwicklungsstadium aus dem Internodium: *i* die Nectariums initiale, *s*, *s*, die Anlage für die Parenchymscheide.

„ 6. Querschnitt eines etwas älteren Nectariums.

„ 7. Dasselbe Präparat in tieferer Einstellung.

„ 8. Junges Stadium aus dem Stengel in der Aufsicht, *i* die Nectariumsinitiale, *x* die Insertionsstelle einer Drüsenzotte.

„ 9 — 15. Verschieden alte Nectarien in der Flächenansicht gezeichnet, aus Stengel und Blattstiel; 10 und 11 aus dem Blatte.

„ 16. Querschnitt durch ein weiter entwickeltes Nectarium aus dem Stengel.

„ 17. Tiefere Einstellung, vom nämlichen Präparate.

„ 18. Ebenso, noch tiefer eingestellt.

„ 19. Älteres Stadium, zu hoch geführter, darum nicht die Mitte berührender Querschnitt aus einem Internodium.

„ 20. Nectarium vor beginnender Verkorkung.

„ 21. Junges Nectarium im Längsschnitt, aus dem Stengel.

„ 22. Ebensolches, älterer Entwicklungszustand.

„ 23. Ebensolches, noch weiter entwickelt.

„ 24, 25. Oberes und unteres Ende eines ziemlich erwachsenen Nectariumkörpers im Längsschnitt, *s* die Scheitelzelle.

„ 26. Oberes Ende eines Nectariumkörpers, im Längsschnitt, wegen der Bezeichnungen vergl. man den Text, Seite 668.

„ 27. Querschnitt durch ein junges Nectarium im Blatte.

Sämmtliche Figuren sind bei Anwendung von System 9, Immersion Hartnack) gezeichnet worden.